

Modélisation et simulation multi-agents d'un protocole de capture-marquage-recapture d'une population de rongeurs sauvages dans la réserve de Bandia (Sénégal)

El. H. Malick Diakhate^{1,2}, Ndathie Diouf^{3,2}, Laurent Granjon², Karim Konate¹, Pape Adama Mboup^{1,2} et Jean Le Fur^{4,*}

¹ Département de mathématiques et informatique, Univ. C.A. Diop/18522 Dakar Sénégal,

² Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UMR 022 CBGP, Campus de Bel-Air, BP 1386, Dakar, CP 18524, Sénégal

³ Département de biologie animale, Univ. C.A. Diop, Dakar Sénégal,

⁴ IRD, Centre de Biologie pour la Gestion des Populations (UMR 022), Campus international de Baillarguet, CS 30016, 34988 Montferrier-sur-Lez cedex, France

*Corresponding author: lefur@ird.fr

RÉSUMÉ. Ce travail porte sur la construction d'un modèle multi-agents permettant de représenter dans le temps une expérience de bio-écologie en milieu naturel intégrant des sessions de pié-ges et de marquage de rongeurs sauvages dans la réserve de Bandia (Sénégal). Le modèle représente de façon intégrée l'environnement hétérogène, la dynamique de la population de rongeurs et le système de pièges ainsi que des indicateurs conformes à ceux utilisés par les biologistes. Le protocole d'expérience réel est simulé. Le simulateur produit des dynamiques conformes à celles observées dans la réalité. Des analyses de sensibilité ont révélé des modes de fonctionnement non attendus et utiles à la compréhension de l'expérience dans cet environnement complexe.

ABSTRACT. This work focuses on the construction of a multi-agent simulation model of a bio-ecological experiment realized in the field of the Bandia reserve (Senegal). The protocol consists in a succession of wild rodents trapping and marking sessions. The model simultaneously integrates the heterogeneous environment, the dispersal and demographic dynamics of the rodents' population, the management of a system of traps; it renders indicators consistent with those used by biologists. The actual experience is simulated. The resulting simulations produce consistent dynamics compared with those observed in reality. A first set of sensitivity analyses revealed unknown operation modes useful to understand the experience in this complex environment.

MOTS-CLÉS : système multi-agents, modélisation, simulation, rongeurs, protocole, capture-marquage-recapture, réserve de Bandia, Sénégal

KEYWORDS: multi-agent system, modeling, simulation, rodents, protocol, catch-mark-recatch, Bandia reserve, Senegal

1. Introduction

Chaque être vivant entretient un réseau de relations avec les organismes et les conditions environnementales qui se trouvent dans son voisinage. Pour démêler cette complexité et améliorer notre compréhension des relations entre tous ces facteurs on peut recourir au développement de modèles informatiques dont particulièrement les systèmes multi-agents, ou SMA [2] [5] qui représentent simultanément ces éléments et les mettent en relation dans des simulations [3].

Depuis près de cinquante ans, dans la savane arborée de la réserve de Bandia, Sénégal, plusieurs études d'écologie des populations de rongeurs se sont succédé [1] [7] [8] qui ont montré la grande variabilité des facteurs qui influent sur ces populations. La plupart des données acquises ont été obtenues à partir de protocoles de type "capture-marquage-recapture" (CMR) [9]. Cette méthode couramment utilisée en écologie estime des paramètres démographiques et/ou spatiaux dans des populations animales. Une partie de la population que l'on veut représentative est capturée, marquée puis relâchée. Ultérieurement une autre partie est capturée et parmi ce nouveau groupe figurent certains des rongeurs déjà capturés et marqués au cours de la période de capture initiale. Les rongeurs nouvellement capturés sont à leur tour marqués puis relâchés.

La méthode de CMR est ainsi très utilisée lorsqu'il est malaisé de calculer la taille de la population de façon directe (par observation par exemple). Certains organismes peuvent par ailleurs être difficiles à capturer durant une partie de leur cycle de vie. C'est le cas des juvéniles qui échappent souvent aux programmes de suivi par CMR. Cette technique ne permet donc pas d'évaluer correctement le taux de survie des juvéniles qu'elle considérera faible alors que des travaux de modélisation ont souvent prouvé le contraire, grâce à une estimation du taux de survie des juvéniles nécessaire au maintien d'une population stable [14]. Ceci montre les limites et les biais d'échantillonnage liés à la méthode CMR, en matière d'estimation des abondances, de la survie, ou des déplacements notamment [14] [4]. Dans ces différents domaines, une approche de modélisation peut donc s'avérer utile pour évaluer ces limites et biais, voire les corriger.

Cette approche a été menée sur un jeu de données de CMR recueilli entre décembre 2008 et juin 2012 via des sessions trimestrielles de piégeage des rongeurs dans la réserve de Bandia. On cherche ici à utiliser la capacité des SMA à représenter une réalité complexe pour appréhender le réalisme des expérimentations de CMR. Pour ce faire, on simule une population sauvage de rongeurs et un environnement les plus proches possibles de la réalité observée puis on insère dans l'environnement simulé le modèle d'une expérience de CMR afin d'étudier les facteurs qui influent sur les résultats obtenus grâce à cette méthode. Le simulateur permet également de calculer des indicateurs standards de CMR concernant le déplacement des rongeurs qui a été retenu ici comme étude de cas. Des analyses simples de sensibilité aux conditions d'expérience sont réalisées.

Matériel et méthode

1. Présentation de l'étude écologique et du protocole à représenter

Le quadrat qui a servi de cadre à l'expérience de CMR est une zone située dans la réserve de Bandia (Figure 2a). Il est de forme plus ou moins rectangulaire avec une superficie de 2,52ha au sein duquel 285 (15x19) pièges sont posés. Les sessions de piégeage durent 5 jours chacune durant lesquelles des rongeurs sont capturés et parfois recapturés avant la fin de la session. Les pièges sont relevés chaque jour. Les données brutes ont été récupérées et analysées. Les résultats de l'étude biologique ont servi de référence pour le développement du simulateur et l'analyse de ses résultats.

2. Architecture et fonctionnement du modèle

Le principe général du présent modèle est de mettre en relation la population simulée et celle échantillonnée sur le quadrat de capture et de récolter les résultats des piégeages simulés de façon identique au protocole réel. Le modèle alimente et bénéficie de la plate-forme SimMasto (<http://simmasto.org>) qui contient des primitives pour mettre en œuvre l'espace, l'environnement et les populations de rongeurs (Annexe 1). Pour les besoins de l'étude quatre classes ont été développées (Figure 1).

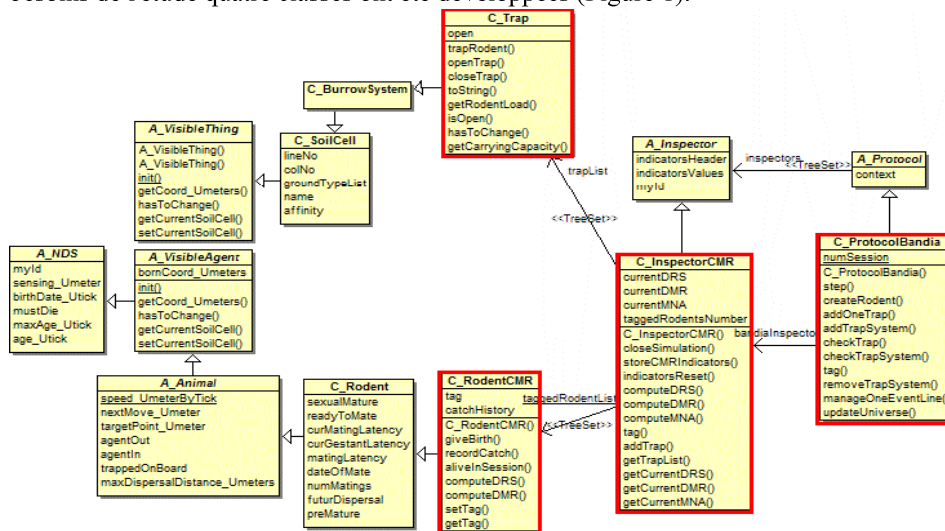


Figure 1. Structure du modèle d'expérimentation du protocole de Capture-Marquage-Recapture (CMR). Flèches fermées: généralisation, flèches ouvertes: dépendances, C_: classe; A_: classe abstraite. Les classes traitées dans cet article sont encadrées.

Objets pièges

Les pièges sont des objets fonctionnant de façon conforme à ceux disposés sur le terrain. Un piège est modélisé comme un contenant; la classe **Trap** hérite de la classe «terrier» (**BurrowSystem**) issue d'autres implémentations de la plate-forme [10] à laquelle elle ajoute des éléments supplémentaires tels que l'ouverture ou la fermeture automatique (annexe 1) lorsqu'un agent rongeur y pénètre.

Agents rongeurs

La classe **RodentCMR** réalise un héritage préalable des capacités biologiques de déplacement, d'interaction et de reproduction des rongeurs génériques (**Rodent**, voir Annexe 1) et les augmente d'attributs propres tel qu'un numéro de marquage (tag) et une "histoire de capture" dans laquelle est stockée l'ensemble des événements (date et coordonnées) de capture subis. Ceci permet à chaque rongeur simulé de calculer de façon autonome ses indicateurs propres de déplacement à chaque session et de fournir les résultats à la demande de l'inspecteur (voir ci-dessous).

Système épiphyte

La classe **Inspector** fait partie du système épiphyte [6] du simulateur au sens où l'inspecteur effectue des mesures sur les résultats de simulation sans intervenir dans son fonctionnement (idéalement, la suppression de l'inspecteur ne modifie pas la performance de la simulation). L'inspecteur est chargé d'observer la simulation et de récupérer les informations utiles concernant le déroulement de la simulation pour les restituer à la demande (tableaux, graphiques). Lors du calcul des indicateurs l'inspecteur interroge chaque rongeur qui fournit la valeur de l'indicateur correspondant à son histoire propre de capture. L'inspecteur rassemble ensuite ces données pour produire les valeurs globales recherchées et les met à disposition. Plusieurs indicateurs standard utilisés par les chercheurs en écologie ont été reproduits, ceux décrits dans cette étude (annexe 2) apprécient la mobilité des rongeurs et sont (i) la distance moyenne entre les recaptures successives ($N \leq 5$) d'un rongeur au cours d'une session (DRS), (ii) la distance maximale entre les recaptures de chaque rongeur capturé au cours de la session (DMR).

Protocole

Le protocole est chargé de réaliser spécifiquement l'expérience de CMR en mettant en œuvre les trois classes précédentes. Il hérite de la classe abstraite **Protocol** lui permettant de gérer le déroulement de la simulation proprement dite : traiter de façon appropriée les éléments du fichier d'événements (voir ci-après), définir concrètement les agents effectivement simulés, initialiser un système d'observation composé d'un ou plusieurs inspecteurs, déclencher l'activation des agents à chaque pas de temps, mettre à jour et sauvegarder les indicateurs. La classe **ProtocolBandia** augmente ce dispositif pour permettre la réalisation d'une expérience de CMR dans un quadrat d'étude : ajout et retrait de système de pièges dans le domaine, vérification des captures et calcul des indicateurs (annexe 1).

Fichier d'événements

Le modèle a vocation à se rapprocher le plus fidèlement possible des données fournies par les biologistes. Dans le protocole informatique, un chronogramme d'événements est utilisé pour gérer le déroulement proprement dit des sessions de piégeage. Un fichier tabulaire simple des différents événements caractérisant le protocole est construit et reçu en entrée par le simulateur pour effectuer les actions souhaitées sur les pièges à des instants précis du déroulement de la simulation. Ce document est ensuite lu et traité par la classe **Protocol** du modèle.

3. Analyse de sensibilité

La probabilité pour un rongeur d'être capturé dans un piège (capturabilité) peut être paramétrée. L'analyse de sensibilité pour ce paramètre a consisté à faire varier la valeur de la probabilité de capture de 0,1 à 1 par pas de 0,05 et de récupérer ensuite, pour chaque valeur de probabilité, les données générées par le simulateur (résultats obtenus à t_{1000}). Ces répliquas sont ensuite utilisés pour calculer les indicateurs de CMR et analyser leur sensibilité à la valeur de ce paramètre.

Résultats

1. Simulation de l'expérience de Capture-Marquage-Recapture

La population de rongeurs évolue dans le milieu simulé en fonction des déplacements et des reproductions (Figure 2).

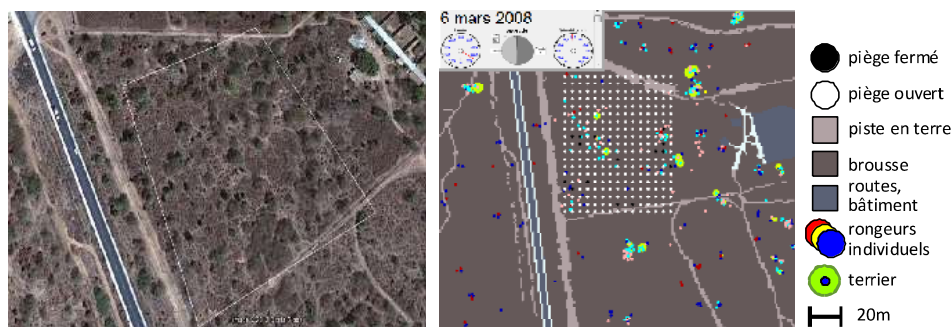


Figure 2. A gauche : image satellite du site d'étude ($14^{\circ}33'21''N$, $17^{\circ}1'0.3''W$) avec la délimitation du quadrat à représenter (image Google Earth, résolution 2m, juillet 2013). A droite : extrait de simulation, points blancs: pièges vides, noirs: rongeur piégé. Les rongeurs sont représentés suivant un code de couleur en fonction de leur sexe (mâle ou femelle) et de leur état (juvénile, mature).

Un quadrat de pièges est posé dans la réserve simulée. Lorsque les rongeurs rencontrent un piège, ils peuvent y être capturés en fonction d'un taux paramétrable de capturabilité.

2. Analyse de sensibilité

L'analyse de sensibilité du modèle a porté principalement sur l'influence de la capturabilité des pièges sur les deux indicateurs décrivant la dispersion et le domaine vital des rongeurs (Figure 3).

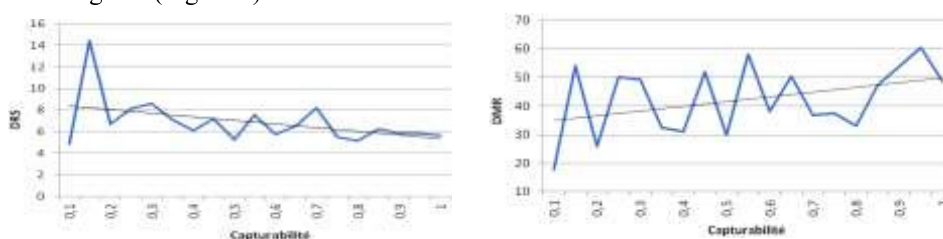


Figure 3. Variation des deux indicateurs de mobilité des rongeurs simulés en fonction de la valeur du taux de capturabilité. A gauche, *DRS: Distance entre recaptures successives*, à droite, *DMR: distance maximale de recapture*. Les valeurs représentées sont les moyennes des résultats obtenus par chaque individu lors du 1000^{ème} pas de temps de la simulation. Les valeurs présentées concernent la même simulation (tous les générateurs de nombres aléatoires ont leur graine fixée).

Plus la probabilité de capture d'un rongeur est élevée et plus la DRS diminue ce qui n'était pas anticipé ni décrit dans la littérature. Ce résultat correspond au fait que plus la capturabilité est forte, plus le rongeur est recapturé près de l'endroit où il a été relâché: il n'a pas alors l'occasion de faire de longs déplacements entre 2 captures, ce qui entraîne ainsi une DRS faible. Inversement, la DMR montre une augmentation proportionnelle à la capturabilité. Ce résultat peut s'expliquer par le fait que si la capturabilité est forte, les rongeurs effectuant les plus grands déplacements auront plus de chance d'être capturés aux extrémités de leur parcours. Ces deux résultats ne sont pas incompatibles, car en cas de captures fréquentes (capturabilité élevée) une succession de petits déplacements éloignant progressivement le rongeur de son point de capture initial donnera bien une DRS (moyenne entre ces déplacements successifs) faible et une DMR (distance entre les points de capture les plus éloignés) forte.

Discussion

Le modèle et son simulateur reflètent une dynamique spatio-temporelle rendant compte de la variabilité individuelle et de l'hétérogénéité de l'environnement: Les qua-

drats sont effectivement placés au sein de populations anisotropes; les outils géographiques et informatiques offrent une représentation conforme du quadrat d'étude de Bandia; l'utilisation d'un fichier d'événements permet d'assurer que le protocole est conforme pour les biologistes; les indicateurs calculés sont standards et précisément identifiés ce qui permet une comparaison entre les résultats de terrain et le modèle.

Bien qu'elle vise à être le plus fidèle possible à la réalité, la modélisation informatique ne constitue cependant qu'une approximation de ce qui se passe réellement sur le terrain. Par exemple, la taille de la population initiale est inconnue et cela constitue un problème quasi-indécidable sur le nombre d'individus à simuler pour représenter une population conforme. D'autre part, la programmation peut générer des artefacts liés au codage ou au modèle opérationnel [12].

Le couplage du modèle à l'analyse de sensibilité permet cependant de révéler des connaissances reconnues utiles par les biologistes sur la nature réelle de la CMR et sa sensibilité à divers paramètres bioécologiques. D'autre part, le modèle informatique permet de générer de nombreux répliquas dans des conditions variées là où l'expérimentation intense n'est pas possible.

Bien que potentiellement intéressants car amenant à des résultats contre-intuitifs (cf. la relation inverse entre DRS et capturabilité), les résultats obtenus dans cette étude ne sont encore qu'indicatifs. Il est nécessaire de consolider les analyses de sensibilité en multipliant les répétitions pour chaque valeur de capturabilité pour permettre le calcul d'estimateurs statistiques rendant les conclusions plus robustes.

Remerciements

Les auteurs remercient Khalilou Bâ et Youssoupha Niang pour leur importante contribution au recueil des données sur le terrain.

Bibliographie

- [1] Bâ K. (2002) Systématique, écologie et dynamique de populations de petits rongeurs potentiellement réservoirs ou hôtes de virus au Sénégal. Mém. diplôme EPHE, Montpellier, 126 p.
- [2] Bommel P. (2009). Définition d'un cadre méthodologique pour la conception de modèle multi-agents adaptée à la gestion des ressources renouvelables, Thèse de Doctorat en Informatique de l'Université de Montpellier 2
- [3] DeAngelis D. L., Mooij W. M. (2003). In praise of mechanistically-rich models. In: Canham C. D., Cole J. J., Lauenroth W. K. (Eds.), *Models in Ecosystem Science*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp. 63–82.

- [4] Duplantier J. M., Orsini P., Thohari M., Cassaing J. et H.Croset, (1984) Echantillonnage des populations de Muridés : influence du protocole de piégeage sur l'estimation des paramètres démographiques. *Mammalia*, t. 48, no 1: 130-141
- [5] Ferber J., (1995). *Les systèmes multi-agents: vers une intelligence collective*. InterEditions, Paris
- [6] Giroux S., Pachet F., Paquette G. et Girard J. (1995) Des Systèmes Conseillers Epiphytes, *Revue d'Intelligence Artificielle*, 9(2):165-190,1995.
- [7] Granjon L. (1987) Évolution allopatrique chez les Muridés : mécanismes éco-éthologiques liés au syndrome d'insularité chez *Mastomys* et *Rattus*. Thèse de doctorat, Université des Sciences et techniques de Languedoc, Montpellier : 163p.
- [8] Hubert B. (1977) Écologie des populations de rongeurs de Bandia (Sénégal), en zone sahélo-soudanienne. *Terre et Vie Revue Ecologie A.*, 31 : 33-100.
- [9] Lebreton J. D., Burnham K. P., Clobert J. and Anderson D. R. (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62(1): 67-118
- [10] Longueville J. E. (2011). Modélisation spatialisée de la variabilité génétique de populations de rongeurs sauvages dans un paysage explicite. Rapp. Master 2, EEB, Univ. Lyon I, 46p.
- [11] Mboup P.A. (2012) Construction d'un environnement de simulation multi-agents pour l'étude de la diffusion du rat noir au Sénégal au cours du siècle écoulé, Rapport de stage Master 2, Univ. Cheikh Anta Diop de Dakar, 42p
- [12] Meurisse T. (2004). Simulation multi-agent : du modèle à l'opérationnalisation. Thèse de Doctorat, Université de Paris 6: 142.
- [13] North M. J., Collier N. T., Ozik J., Tataru E., Altaweel M., Macal C. M., Bragen M., and Sydelko P. (2013) Complex Adaptive Systems Modeling with Repast Symphony. *Complex Adaptive Systems Modeling*, Springer, Heidelberg, FRG
- [14] Pike D. A., Lúcia P., Pike B. A. and Shine R. (2008). Estimating survival rates of uncatchable animals : The myth of high juvenile mortality in reptiles. *Ecology* 89:607–611
- [15] Spitz F. (1969) L'échantillonnage des populations de petits mammifères, problèmes d'écologie ? *L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Masson, Paris: 153-188.

ANNEXE 1 – sous-modèles

Représentation des agents rongeurs

Cette étude est intégrée dans le projet SimMasto (<http://simmasto.org/>) [10] [11], une plate-forme générique de simulation informatique dédiée à l'étude des rongeurs en général et s'appuyant sur l'environnement de simulation Repast-Simphony (<http://repast.sourceforge.net/>) [13]. Elle bénéficie de ce fait des primitives développées dans ce cadre pour la modélisation de populations de rongeurs sauvages.

L'espace de simulation est décomposé en cellules de sol (ou patches) qui peuvent abriter un ou plusieurs agents mobiles, un ou plusieurs terriers. Chaque patch est également caractérisée par un degré d'affinité qui peut être interprété comme une variable d'habitat (*i.e.*, habitat plus ou moins favorable à l'alimentation des individus et au creusement des terriers). Chaque rongeur est caractérisé par son âge, sa localisation géographique, son sexe, son état physiologique (mature / immature, gravide / non gravide). Certaines caractéristiques varient avec le temps, en particulier l'âge, l'état physiologique et la localisation géographique. Les rongeurs peuvent se déplacer dans leur environnement et interagir avec d'autres agents. Ils peuvent se comporter différemment en fonction (*i*) de certaines de leurs caractéristiques propres (notamment leur sexe et leur état physiologique), (*ii*) de celles des autres agents mobiles avec lesquels ils entrent en interaction et (*iii*) des caractéristiques de leur environnement.

Comportement : Le comportement des rongeurs est formalisé selon le schéma perception-délibération-décision-action [5] qui leur permet de choisir parmi les opportunités disponibles en fonction de leur objectif. Les rongeurs sont dirigés par deux objectifs. En situation courante ils cherchent à se positionner dans les aires les plus favorables ; en saison de reproduction les mâles cherchent à s'accoupler dès qu'ils perçoivent une femelle réceptive et cet objectif devient prioritaire.

Déplacement : Les agents mobiles peuvent quitter leur colonie de naissance, événement qui dépend de leur sexe, âge, état physiologique, de la saturation du terrier. Les mâles quittent le terrier lorsque le sevrage est terminé ou l'accouplement a été réalisé. Les femelles quittent également le terrier lorsqu'il est saturé. Un agent parvenant dans un milieu homogène ne se déplacera pas plus loin en l'absence de stimulation externe comme l'arrivée d'un autre rongeur ou l'ouverture d'un terrier dans son champ de perception.

Actions réalisées par le protocole

En fonction des événements reçus dans le fichier des événements, le protocole peut déclencher notamment les trois actions suivantes :

- **Ajouter un système de piège** : Le protocole se charge durant cette période de poser tous les pièges sur le raster. Ici, les pièges ne sont pas placés de manière aléatoire mais grâce à leurs coordonnées. Tous les pièges sont en effet repérés soit par leurs coordonnées cartésiennes, soit par leurs coordonnées sur le raster (ligne et colonne). Cette étape dure 1 jour simulé (1 pas de temps).
- **Contrôler les pièges** : dans ce cas, le protocole doit *(i)* vérifier si des rongeurs ont été capturés dans des pièges, *(ii)* marquer ces rongeurs capturés par un numéro (tag) s'ils n'ont jamais été capturés, sinon conserver leur ancien numéro qui constituera leur identifiant durant tout le reste de l'étude, *(iii)* libérer les rongeurs capturés.
- **Retirer le système de pièges**: C'est l'événement correspondant au dernier jour de piégeage. Le protocole enlève tous les pièges du raster après avoir réalisé un dernier contrôle pour relever les informations concernant les derniers rongeurs piégés peu avant d'enlever les pièges. Il fait calculer et relever à l'inspecteur toutes les informations relatives à la session de capture. Les indicateurs calculés sont ici la distance de recapture successive (DRS) de chaque rongeur, sa distance maximale de recapture (DMR) ainsi que le nombre minimum d'individus vivant sur le quadrat lors de la session de piégeage (non présenté dans cette étude)

Modélisation des pièges

La classe "piège" dispose spécifiquement ou par héritage de sa classe mère "terrier" de caractéristiques permettant à un piège de :

- Contenir des rongeurs
- Libérer les rongeurs qu'il héberge
- Fixer sa capacité de contenance en rongeurs
- Ajouter ou enlever un agent dans sa liste d'agent
- Renseigner sur sa position exacte c'est-à-dire ses coordonnées
- Etre placé et relevé au besoin

Certaines fonctions ont été définies ou surchargées spécifiquement pour décrire un piège. Ainsi, contrairement à ce qui concerne plutôt les terriers, il faut noter que :

- Les pièges sont posés et relevés à la demande du protocole qui décide du moment de la pose, de la vérification ou de la relève des pièges en fonction du fichier d'événements.
- Ils ne sont pas disposés de manière aléatoire mais en fonction de leur coordonnée (ligne et colonne) sur le quadrat.
- Un piège n'est ouvert que lorsqu'il est vide. Il se ferme automatiquement à la capture d'un rongeur.

L'entrée d'un rongeur entraîne automatiquement la fermeture du piège. Un rongeur ne peut être capturé dans un piège que sous certaines conditions ; pour qu'un rongeur soit capturé, il faut que :

- Le piège soit ouvert,
- le rongeur soit libre c'est-à-dire qu'il ne soit ni dans un autre piège ni dans un terrier,
- le piège n'ait pas atteint sa capacité de charge maximale de rongeur (dans la réalité, plusieurs rongeurs peuvent se retrouver simultanément capturés dans le même piège,
- la probabilité pour que le rongeur entre dans le piège soit supérieure ou égale à une probabilité fixée par le simulateur : la capturabilité du piège pour cette espèce de rongeurs.

Si ces conditions sont réunies, alors le rongeur peut être capturé par le piège le plus proche (le rongeur dispose d'une capacité de perception des éléments de son voisinage).

Marquage des rongeurs

Comme toute étude de CMR, les individus capturés doivent être obligatoirement marqués pour pouvoir être identifiés à la recapture. Le marquage des rongeurs se fait par attribution d'un numéro de 'tag' après chaque première capture. Ce numéro sera incrémenté (par l'inspecteur) à chaque nouvelle capture.

Après sa capture, on vérifie si le rongeur n'a pas encore été marqué. Si non, on lui attribue un numéro de marquage; si oui, on conserve son ancien numéro. Après capture et marquage, le rongeur est relâché mais il peut être recapturé ultérieurement au cours d'une session suivante.

ANNEXE 2 - Présentation des indicateurs clés utilisés en écologie avec le protocole CMR

L'étude des déplacements d'un individu capturé plusieurs fois au cours d'une session de piégeage permet d'appréhender son domaine vital qui est l'espace où un animal vit ordinairement et où il trouve l'essentiel de ses besoins vitaux.

Le domaine vital est la surface traversée par l'individu pendant ses activités normales de recherche de nourriture, de reproduction et de soins aux jeunes. Deux indicateurs permettant d'estimer ce facteur à partir d'un protocole de CMR ont été reconstitués dans le modèle :

La distance entre recaptures successives (DRS)

La DRS est la moyenne des distances linéaires entre points de capture successifs d'un animal dans une même session de piégeage [15]. C'est un indice de déplacement permettant de comprendre et de caractériser la dynamique spatiale des populations. Il sert aussi à corriger la surface utilisée pour le calcul de la densité. A partir du tableau d'histoire des captures, la DRS des rongeurs capturés plus de deux fois dans la même session est déterminée à la fin de chaque session. Cet indicateur permet ainsi d'estimer le déplacement moyen de chaque rongeur capturé au cours de la session. Les moyennes de DRS de catégories d'individus (mâles, femelles, juvéniles, adultes) peuvent également être établies et comparées pour une session donnée ou entre sessions.

La distance maximale de recapture (DMR)

La DMR est la distance entre les captures les plus éloignées d'un individu au cours d'une session [15]. Elle constitue un indice permettant d'estimer le déplacement maximal d'un rongeur au cours d'une session, souvent considéré comme le grand axe de son domaine vital "instantané". La DMR n'est cependant pas influencée par le nombre de captures de l'individu car elle ne dépend que des deux points de captures les plus éloignés.

Ces deux indicateurs sont calculés sur la fraction de la population dont les individus sont capturés au moins deux fois au cours d'une session.